

Étude de la structure du périanthe chez des *Pisonia* paléotropicaux et description de *P. sechellarum* sp. nov. (Nyctaginaceae)

F. FRIEDMANN

Résumé : Le périanthe des *Pisonia* paléotropicaux est soit du type valvaire à lobes primaires opposés aux glandes visqueuses de l'anthocarpe, soit du type valvaire-rédupliqué (5-plié) à lobes primaires réduits et lobes secondaires ± développés alternes avec les glandes visqueuses. Quelques espèces sont intermédiaires. *P. brunoniana*, *P. lanceolata*, *P. costata* ayant un périanthe du 2^e type, sont donc spécifiquement distincts de *P. umbellifera* à périanthe du 1^{er} type. *P. sechellarum* sp. nov. a des affinités avec *P. umbellifera*.

Summary : The perianth of paleotropical *Pisonia* species is either valvate with primary lobes opposed to the viscid glands of the anthocarp, or valvate-reduplicate (5-plicate) with reduced primary lobes and ± developed secondary lobes alternating with the viscid glands. There are some intermediate species. *P. brunoniana*, *P. lanceolata*, *P. costata* have a 5-plicate perianth and are therefore specifically distinct from *P. umbellifera* which has a valvate perianth. The affinities of *P. sechellarum* sp. nov. are near *P. umbellifera*.

Francis Friedmann, ORSTOM, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Les dernières prospections botaniques aux Seychelles ont permis de découvrir un *Pisonia* différent des 2 espèces déjà connues dans ces îles (*P. grandis* R. Br. et *P. aculeata* L.). En dehors de ces 2 espèces, le seul *Pisonia* censé exister dans l'Ouest de l'Océan Indien est *P. umbellifera* (Forster) Seem. (STEMMERIK, 1964a : 280).

L'examen du type de *P. umbellifera* (Forster s.n., Tanna, iso-, P), et d'échantillons plus récents récoltés aux Nouvelles-Hébrides montre que le *Pisonia* seychellois présente des affinités certaines avec *P. umbellifera* par la structure de son périanthe, sans pour autant être identique.

Par contre, des plantes mauriciennes rattachées à *P. umbellifera* par STEMMERIK (1964a : 276) ont des fleurs totalement différentes, leur périanthe n'ayant pas seulement 5 lobes valvaires mais 5 grands lobes valvaires-rédupliqués alternant avec 5 lobes plus petits, le sommet du périanthe formant 5 plis dans le bouton floral. Ces 2 structures ne sauraient être confondues. Elles sont en fait reliées par des formes intermédiaires comme le montrent différentes espèces de *Pisonia* de la région indo-malaise et du Pacifique.

1. RAPPEL DES CARACTÉRISTIQUES DE *P. UMBELLIFERA* (FORSTER) SEEM.

SKOTTSBERG donne une description des principaux caractères de l'espèce sous le nom de genre *Ceodes* (1936 : 727). L'étude du type et d'autres échantillons des Nouvelles-Hébrides

montre que les fleurs ont un certain dimorphisme, les fleurs ♂ étant plus grandes, à étamines exsertes, les fleurs ♀ plus petites, à staminodes ± inclus et stigmate plus développé. Le bouton floral est arrondi, à 5 lobes parfaitement valvaires, devenant ± réfléchis à l'anthèse (Pl. 1, 1-7).

Le fruit est très étroitement ovale, atténue vers le sommet, couronné par 5 lobes persistants ± étalés-divergents et muni de 5 côtes longitudinales produisant un exsudat visqueux. Les lobes persistants sont opposés aux côtes visqueuses (sur une même ligne longitudinale) (Pl. 1, 7 bis). SKOTTSBERG ne parle pas de la position relative des lobes et des bandes visqueuses. Cependant ce caractère a son importance, comme on le verra par la suite.

La couleur des fleurs est notée sur différents échantillons récents : « Fleurs blanches » (MacKee 24063, Efate) ; « Flowers rusty pink » (Gillison 3527, Espiritu Santo) ; « Boutons floraux rouge terne » (MacKee 24306, Espiritu Santo) ; « Boutons roses et fleurs blanches » (Morat 5467, Pentecôte).

Les feuilles sont de dimensions variables, longues de 9-25 cm avec un pétiole relativement court, environ 1 cm, sur le type (isotype et photos du type in SKOTTSBERG, *op. cit.* : 724) et de 5-20 cm sur les échantillons récents avec un pétiole nettement plus long, jusqu'à 4,5 cm.

2. L'ESPÈCE SEYCHELLOISE DE *PISONIA*

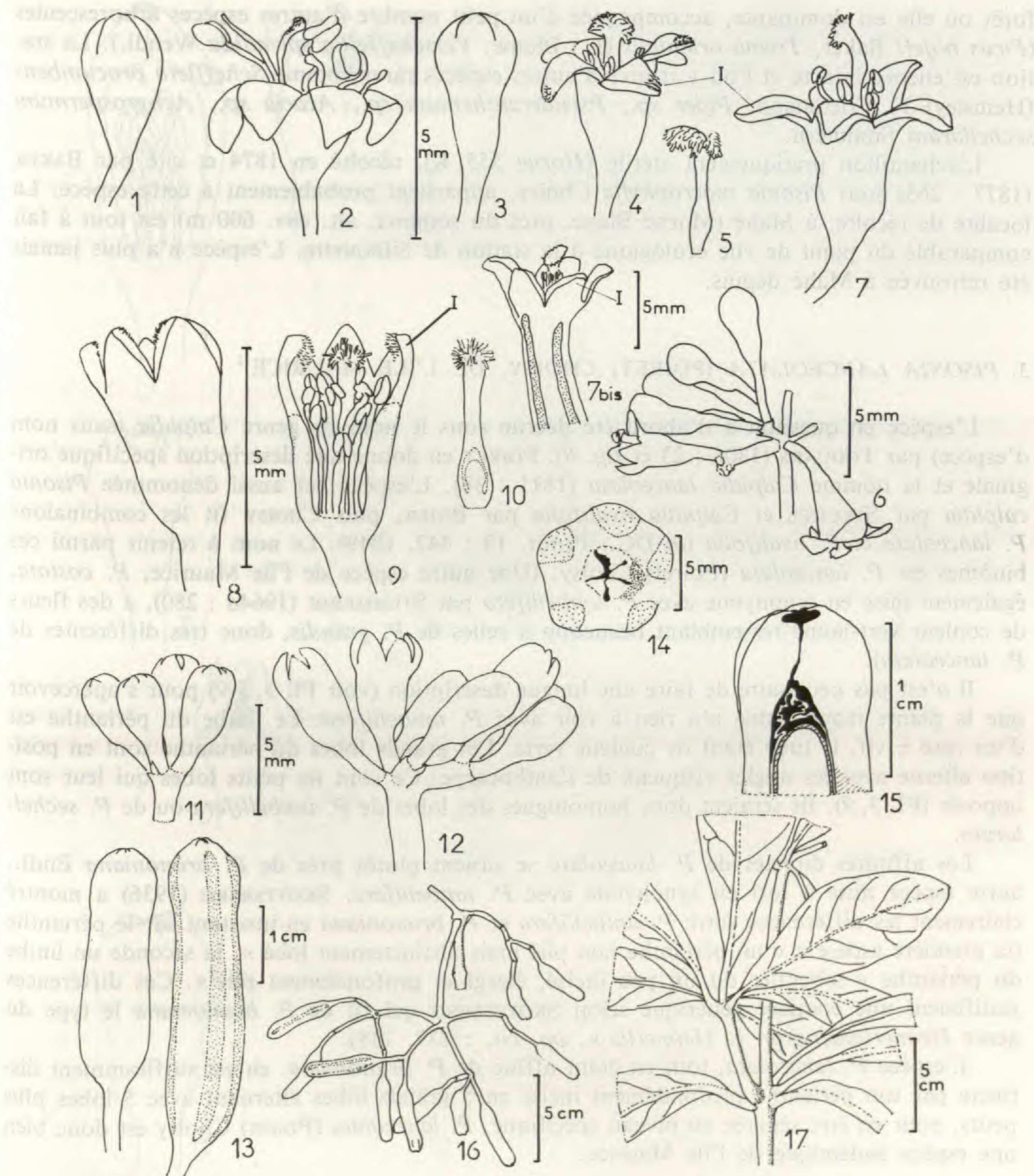
Seuls les fleurs ♀ et les fruits sont pour le moment connus. La structure du périanthe est comparable à celle de *P. umbellifera* (Pl. 1, 8-12). Le périanthe a 5 lobes valvaires épais, non réfléchis à l'anthèse, jaune pâle, le tube du périanthe étant vert-jaune. Après l'anthèse les marges des lobes deviennent un peu involutées. Le style, à stigmate fimbrié, est plus court que les lobes. L'anthocarpe est charnu, sub-cylindrique, vert olive, à 5 bandes longitudinales visqueuses opposées aux lobes persistants, ceux-ci rabattus vers le centre et non divergents (Pl. 1, 13-16). Il y a donc un certain nombre de différences avec les plantes des Nouvelles-Hébrides (couleur des fleurs, orientation des lobes du périanthe, forme des fruits) qui permettent de considérer le *Pisonia* des Seychelles comme une espèce distincte.

Pisonia sechellarum F. Friedmann, sp. nov.

Arbor ad 15 m alta, caule 0,3-0,5 (-1) m diametro. Folia plerumque verticillata, raro opposita, glabra; lamina elliptica, apice obtusa, basi attenuata, (6-) 14-30 (-40) cm longa; petiolus 0,5-4 cm longus, in vivo 0,3-0,6 cm crassus. Inflorescentiae femineae paniculiformes, 6-8 cm longae (fructiferae valde auctae, 20-30 cm longae). Flores feminei tantum visi, umbellulati, terni vel quaterni, pedicellis 1,5-3 mm longis; perianthium 4-5 mm longum, carnosum, 5 (-6) lobis valvatis, deltoideis, crassis, 1-1,5 mm longis, pallide luteis, per anthesin haud patentibus, post anthesin inflexis; staminodia 12-15; stylus lobis brevior, stigmate fimbriato. Fructus 2,5-4 cm longi, olivacei, sub-cylindracei, infra apicem paulo constricti; anthocarpium carnosum, vittis quinque longitudinalibus, lobis remanentibus perianthii oppositis, glutinum secernentibus, instructum.

TYPE : Friedmann 5021, Ile Silhouette, Seychelles, novembre 1983 (holo-, P ; iso-, P).

Cette espèce a été trouvée dans une seule vallée de l'île Silhouette entre 400 et 500 m d'altitude et peut être qualifiée de très hygrophile. Elle forme sur quelques hectares une



Pl. 1. — *Pisonia umbellifera* : 1, 2, bouton floral et fleur mâle (*Forster s. n.*) ; 3-6, bouton, fleur femelle, pistil, partie d'inflorescence (*Morat 5467*, Pentecôte) ; 7, fleur femelle (*Gillison 3527*, Espiritu Santo) ; 7 bis, sommet d'un fruit (*Hallé 6281*, Vaté). — *P. sechellarum* : 8-10, fleur ♀, coupe longitudinale, pistil ; 11, 12, parties d'inflorescence ; 13, fruits (en pointillé les lignes visqueuses) ; 14, 15, sommet d'un fruit en vue apicale et coupe longitudinale ; 16, partie d'inflorescence ; 17, rameau feuillé (*Friedmann 5021*). (Tous P).

forêt où elle est dominante, accompagnée d'un petit nombre d'autres espèces arborescentes (*Ficus bojeri* Baker, *Trema orientalis* (L.) Blume, *Verschaffeltia splendida* Wendl.). La station est encore intacte et l'on y trouve d'autres espèces rares comme *Schefflera procumbens* (Hemsley) F. Friedmann, *Piper sp.*, *Pseuderanthemum sp.*, *Acacia sp.*, *Achyrospermum sechellarum* Summerh.

L'échantillon pratiquement stérile (*Horne 555, K*), récolté en 1874 et cité par BAKER (1877 : 263) sous *Pisonia macrophylla* Choisy, appartient probablement à cette espèce. La localité de récolte, à Mahé (Morne Blanc, près du sommet, alt. env. 600 m) est tout à fait comparable du point de vue écologique à la station de Silhouette. L'espèce n'a plus jamais été retrouvée à Mahé depuis.

3. *PISONIA LANCEOLATA* (POIRET) CHOISY, DE L'ÎLE MAURICE¹

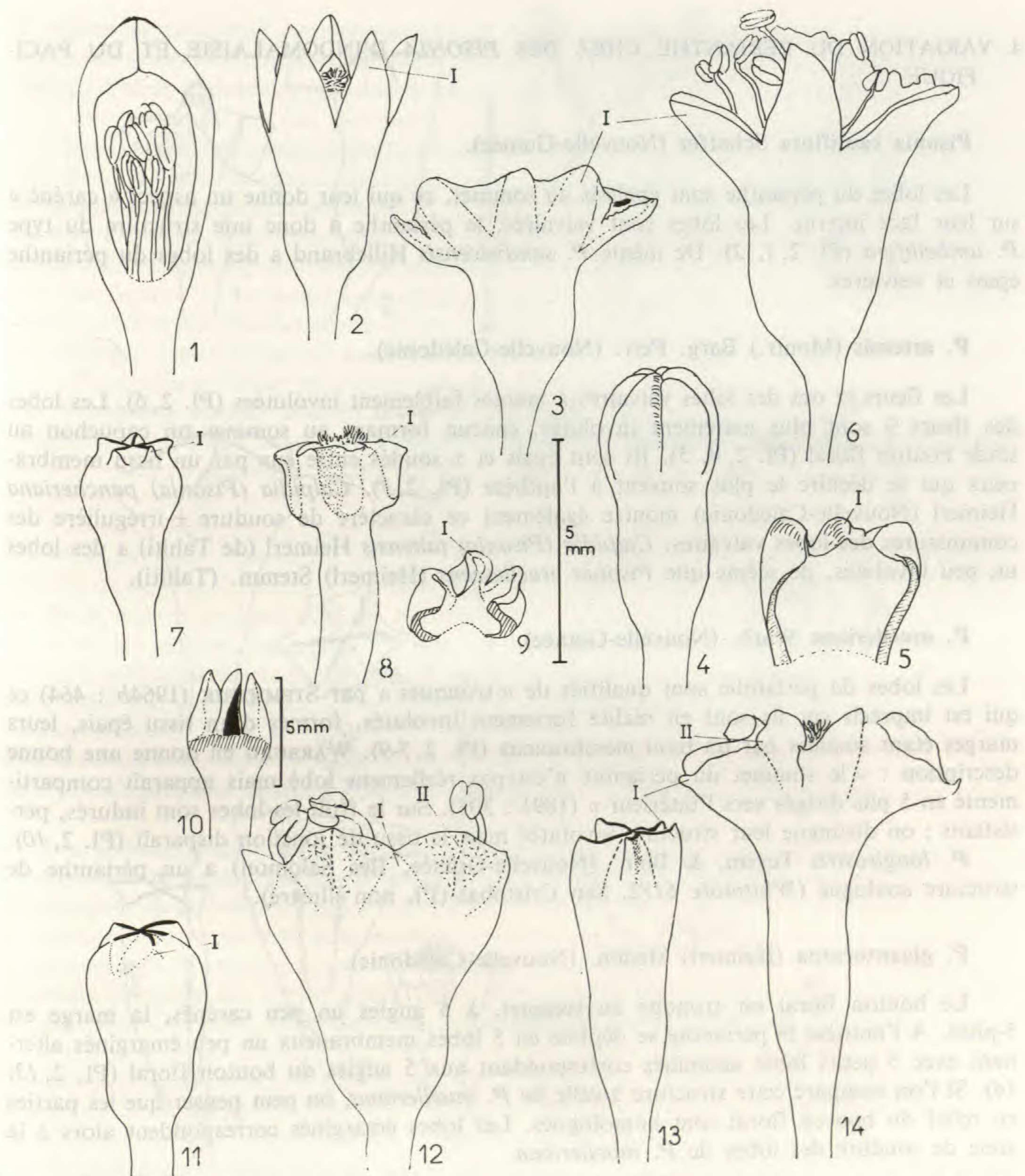
L'espèce en question a d'abord été décrite sous le nom de genre *Calpidia* (sans nom d'espèce) par THOUARS (1806 : 23 et fig. 8). POIRET en donne une description spécifique originale et la nomme *Calpidia lanceolata* (1811 : 38). L'espèce fut aussi dénommée *Pisonia calpidia* par STEUDEL et *Calpidia ovalifolia* par BOJER, puis CHOISY fit les combinaisons *P. lanceolata* et *P. ovalifolia* (in DC., Prodr. 13 : 442, 1849). Le nom à retenir parmi ces binômes est *P. lanceolata* (Poiret) Choisy. (Une autre espèce de l'île Maurice, *P. costata*, également mise en synonymie avec *P. umbellifera* par STEMMERIK (1964a : 280), a des fleurs de couleur vert-jaune ressemblant beaucoup à celles de *P. grandis*, donc très différentes de *P. lanceolata*).

Il n'est pas nécessaire de faire une longue description (voir Pl. 3, 5-9) pour s'apercevoir que la plante mauricienne n'a rien à voir avec *P. umbellifera*. Le limbe du périanthe est d'un rose ± vif, le tube étant de couleur verte. Les grands lobes du périanthe sont en position alterne avec les angles visqueux de l'anthocarpe. Ce sont les petits lobes qui leur sont opposés (Pl. 3, 9). Ils seraient donc homologues des lobes de *P. umbellifera* ou de *P. sechellarum*.

Les affinités directes de *P. lanceolata* se situent plutôt près de *P. brunoniana* Endl., autre espèce mise à tort en synonymie avec *P. umbellifera*. SKOTTSBERG (1936) a montré clairement les différences entre *P. umbellifera* et *P. brunoniana* en insistant sur le périanthe (la première espèce a « un périanthe non plié mais distinctement lobé », la seconde un limbe du périanthe « subentier ou un peu incisé, élargi et profondément plié ». Ces différences justifiaient une coupure générique selon SKOTTSBERG qui fit de *P. brunoniana* le type du genre *Heimerliodendron* (« *Heimerlia* », op. cit. : 737, 738).

L'espèce *P. lanceolata*, tout en étant affine de *P. brunoniana*, en est suffisamment distincte par son périanthe profondément incisé en 5 grands lobes alternant avec 5 lobes plus petits, pour en être séparée au niveau spécifique. *P. lanceolata* (Poiret) Choisy est donc bien une espèce endémique de l'île Maurice.

1. Je remercie W. STRAHM d'avoir bien voulu me communiquer des photos de fleurs de *P. lanceolata*.



Pl. 2. — **Pisonia cauliflora** : 1, bouton floral en coupe longitudinale (Robinson 1796) ; 2, fleur (s. coll., cult. Bogor). — **P. artensis** : 3, fleur ♀ (Vieillard ? s.n.) ; 4, 5, bouton ♀ et fragment de périanthe ouvert (McPher-Bogor). — **P. muelleriana** : 7, 8, bouton floral et fleur ♀ ; 9, fragment de périanthe (Forbes 398). — **P. aff. brunonianiana** : 11, 12, bouton floral et fleur (Fosberg 37807). — **P. gigantocarpa** : 13, 14, bouton floral et fleur (Webster 14932). (Tous P).

4. VARIATION DU PÉRIANTHE CHEZ DES *PISONIA* D'INDOMALAISIE ET DU PACIFIQUE

***Pisonia cauliflora* Scheffer (Nouvelle-Guinée).**

Les lobes du périanthe sont épaissis au sommet, ce qui leur donne un aspect « caréné » sur leur face interne. Les lobes sont valvaires, le périanthe a donc une structure du type *P. umbellifera* (Pl. 2, 1, 2). De même *P. sandwicensis* Hillebrand a des lobes du périanthe épais et valvaires.

***P. artensis* (Montr.) Barg. Petr. (Nouvelle-Calédonie).**

Les fleurs ♂ ont des lobes valvaires à marges faiblement involutées (Pl. 2, 6). Les lobes des fleurs ♀ sont plus nettement involutés, chacun formant au sommet un capuchon au stade bouton floral (Pl. 2, 4, 5). Ils sont épais et ± soudés entre eux par un tissu membraneux qui se déchire le plus souvent à l'anthèse (Pl. 2, 3). *Calpidia (Pisonia) pancheriana* Heimerl (Nouvelle-Calédonie) montre également ce caractère de soudure ± irrégulière des commissures des lobes valvaires. *Calpidia (Pisonia) taitensis* Heimerl (de Tahiti) a des lobes un peu involutés, de même que *Pisonia graciliscesns* (Heimerl) Stemm. (Tahiti).

***P. muelleriana* Warb. (Nouvelle-Guinée).**

Les lobes du périanthe sont qualifiés de « tronqués » par STEMMERIK (1964b : 464) ce qui est imprécis car ils sont en réalité fortement involutés, formés d'un tissu épais, leurs marges étant soudées par un tissu membraneux (Pl. 2, 7-9). WARBURG en donne une bonne description : « le sommet du périanthe n'est pas réellement lobé mais apparaît compartimenté en 5 plis dirigés vers l'intérieur » (1891 : 305). Sur le fruit les lobes sont indurés, persistants ; on distingue leur structure involutée mais le tissu de jonction disparaît (Pl. 2, 10).

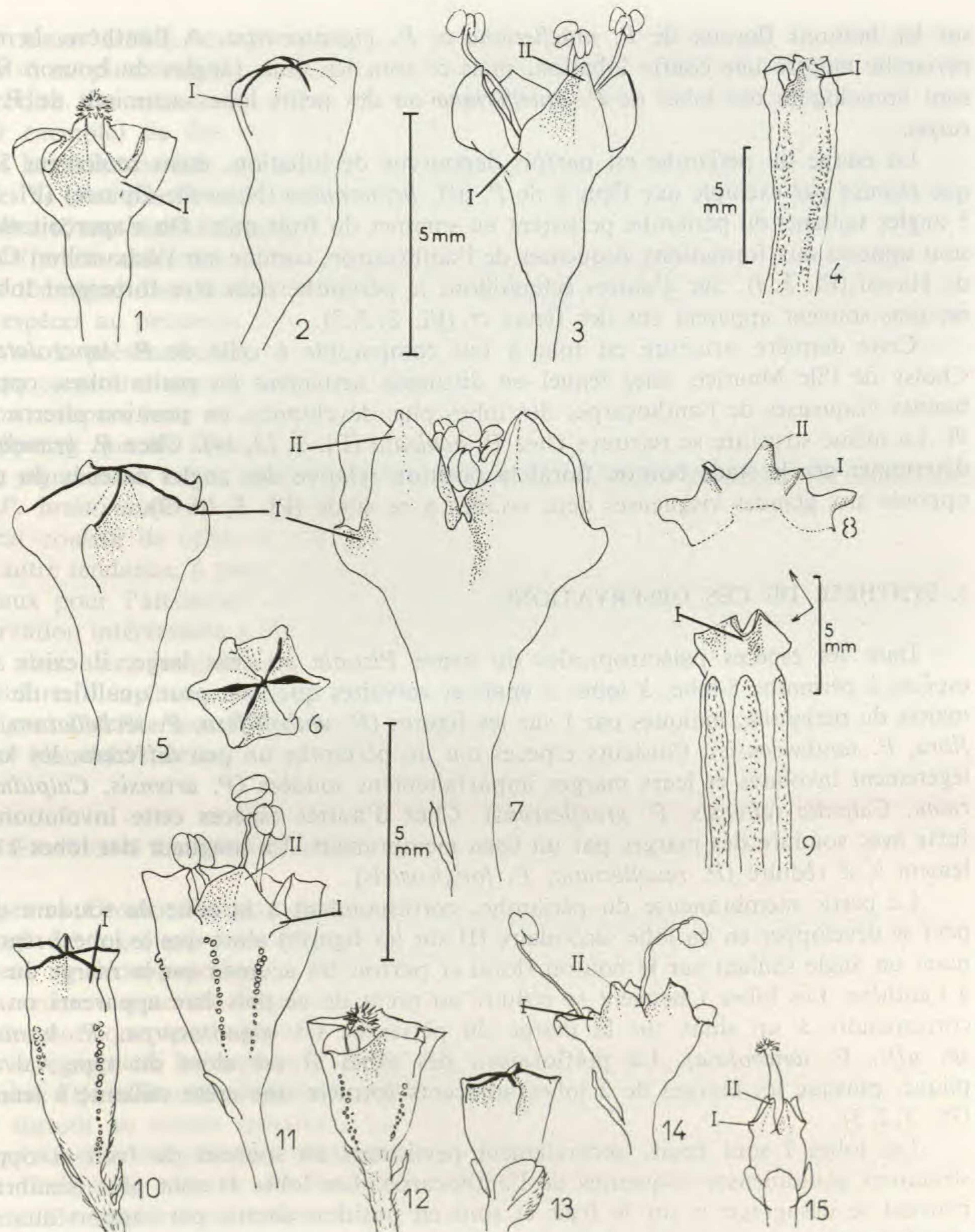
P. longirostris Teysm. & Binn. (Nouvelle-Guinée, Iles Salomon) a un périanthe de structure analogue (*Whitmore* 6172, San Cristobal (P), non illustré).

***P. gigantocarpa* (Heimerl) Stemm. (Nouvelle-Calédonie).**

Le bouton floral est tronqué au sommet, à 5 angles un peu carénés, la marge est 5-pliée. A l'anthèse le périanthe se déploie en 5 lobes membraneux un peu émarginés alternant avec 5 petits lobes acuminés correspondant aux 5 angles du bouton floral (Pl. 2, 13, 14). Si l'on compare cette structure à celle de *P. muelleriana*, on peut penser que les parties en relief du bouton floral sont homologues. Les lobes émarginés correspondent alors à la zone de soudure des lobes de *P. muelleriana*.

***P. brunoniana* Endl. et espèces affines (Ile Norfolk, etc.).**

La plante représentée Pl. 2, 11, 12 (îles Ryukyu, déterminée comme *P. umbellifera*) a un bouton floral faiblement anguleux au sommet, les angles correspondant à ceux visibles



Pl. 3. — *Pisonia* aff. *brunonianana* : 1, fleur ♀ (*Van Royen* 3820, Nouvelle-Guinée Holl.) ; 2, 3, bouton floral et fleur ♂ (*Kostermans* 18186, W Sumbawa) ; 4, sommet d'un fruit (*Cowan* 627, Hawaï). — *P. lanceolata* : 5, 6, boutons floraux, vue latérale et apicale ; 7, fleur ♂ ; 8, fragment de périanthe après l'anthèse (*Chen Chi Yan* s.n., in 11264 MAU) ; 9, sommet d'un fruit (*Edgerley* s.n., in 10105 MAU). — *P. grandis* : 10, 11, bouton floral et fleur ♂ (*Friedmann* 4475, Aldabra) ; 12, fleur ♀ (*Capuron* s.n., Europa). — *P. aculeata* : 13, 14, bouton floral et fleur ♂ (*Decary* 10190, Madagascar) ; 15, fleur ♀ (*Perrier* 2233, Madagascar). (Tous P, sauf 5-9 : MAU).

sur les boutons floraux de *P. muelleriana* et *P. gigantocarpa*. A l'anthèse, la marge du périanthe montre une courte lobation, mais ce sont les sinus (angles du bouton floral) qui sont homologues des lobes de *P. muelleriana* ou des petits lobes acuminés de *P. gigantocarpa*.

La marge du périanthe est parfois dépourvue de lobation, étant seulement 5-pliée, ce que montre par exemple une fleur ♀ de *P. aff. brunoniana* (Nouvelle-Guinée) (Pl. 3, 1). Les 5 angles saillants du périanthe persistent au sommet du fruit mûr. On s'aperçoit alors qu'ils sont opposés aux formations visqueuses de l'anthocarpe, comme sur l'échantillon Cowan 627 de Hawaï (Pl. 3, 4). Sur d'autres échantillons le périanthe peut être fortement lobé, ce qui est plus souvent apparent sur des fleurs ♂ (Pl. 3, 2, 3).

Cette dernière structure est tout à fait comparable à celle de *P. lanceolata* (Poiret) Choisy de l'île Maurice, chez lequel on distingue nettement les petits lobes, opposés aux bandes visqueuses de l'anthocarpe, des lobes plus développés, en position alterne (Pl. 3, 5, 9). La même structure se retrouve chez *P. aculeata* (Pl. 3, 13, 14). Chez *P. grandis* on peut déterminer dès le stade bouton floral la position relative des angles carénés du périanthe, opposés aux glandes visqueuses déjà visibles à ce stade (Pl. 3, 10-12).

5. SYNTHÈSE DE CES OBSERVATIONS

Dans les espèces paléotropicales du genre *Pisonia* au sens large, il existe donc des espèces à périanthe 5-lobé, à lobes ± épais et valvaires que l'on peut qualifier de lobes primaires du périanthe, indiqués par I sur les figures (*P. umbellifera*, *P. sechellarum*, *P. caulinflora*, *P. sandwicensis*). Plusieurs espèces ont un périanthe un peu différent, les lobes étant légèrement involutés et leurs marges imparfaitement soudées (*P. artensis*, *Calpidia pancheriana*, *Calpidia taitensis*, *P. graciliscescens*). Chez d'autres espèces cette involution est plus forte avec soudure des marges par un tissu membraneux. La longueur des lobes I tend également à se réduire (*P. muelleriana*, *P. longirostris*).

La partie membraneuse du périanthe, correspondant à la zone de soudure des lobes, peut se développer en un lobe secondaire (II sur les figures) alors que le lobe I régresse, formant un angle saillant sur le bouton floral et parfois un acumen sur la marge du périanthe à l'anthèse. Les lobes I peuvent se réduire au point de ne plus être apparents ou même de correspondre à un sinus sur la marge du périanthe (*P. gigantocarpa*, *P. brunoniana* et sp. aff., *P. lanceolata*). La préfloraison des lobes II est alors du type valvaire-réduplié, puisque les marges de 2 lobes adjacents forment une crête saillante à leur jonction (Pl. 3, 2, 5).

Les lobes I sont épais, généralement persistants au sommet du fruit et opposés aux structures glanduleuses-visqueuses de l'anthocarpe. Les lobes II sont plus membraneux, ils peuvent se désagréger ± sur le fruit et sont en position alterne par rapport aux structures glanduleuses.

On peut considérer ces différents états du périanthe comme représentant des stades d'une série évolutive, le périanthe à lobes valvaires correspondant à un stade primitif, le périanthe à marge 5-pliée ou à lobes secondaires développés correspondant à un stade plus évolué. Il faut aussi postuler que les structures glanduleuses de l'anthocarpe ont gardé la même position au cours de cette évolution.

SKOTTSBERG (1936), en se basant sur l'andro-gynécée, estimait que *P. sandwicensis* (« *Rockia* ») est plus évolué, car dioïque, que *P. brunoniana* (« *Heimerliodendron* ») qui est hermaphrodite. De même, cet auteur voyait des affinités entre *P. sandwicensis* et *P. aculeata* (par exemple) du fait des fleurs « sessiles », les bractéoles formant un « calycule » juste sous le périanthe (*op. cit.* : 740). La structure du périanthe suggère au contraire que ces espèces ne sont pas proches parentes dans le genre *Pisonia* s.l., mais plutôt aux extrémités opposées d'une série évolutive.

Les différents caractères n'ont manifestement pas évolué parallèlement. La position des bractéoles témoigne d'un stade d'évolution (de contraction) des inflorescences assez avancé, chez des espèces au périanthe aussi différent que *P. sandwicensis* et *P. aculeata*. De même, la dioecie ou la présence d'un rostre sur le fruit n'impliquent pas forcément que les espèces qui ont ces caractères sont proches parentes.

Si l'on compare cette série évolutive du périanthe des *Pisonia* avec les autres Nyctaginacées, il apparaît que les *Pisonia* ont suivi la tendance de la famille à réaliser un périanthe corollin ± pigmenté et ceci à partir de fleurs réduites et inapparentes. Les fleurs de *P. gigantocarpa*, *P. brunoniana* ou *P. lanceolata* sont tout à fait homologues par leur structure et parfois leur couleur de celles de *Mirabilis jalapa*.

Une autre tendance, à peine esquissée chez *Pisonia*, est la mise à contribution d'organes extra-floraux pour l'attraction des polliniseurs, comme chez *Bougainvillea* par exemple. Une observation intéressante a été faite chez *P. artensis*, montrant une évolution en ce sens. Les fleurs sont assez insignifiantes mais les feuilles proches de l'inflorescence sont décolorées-blanchâtres à la face supérieure, la face inférieure restant verte ; elles jouent ainsi un rôle de signal (McPherson 2272, Nouvelle-Calédonie (P), « feuilles signal dans l'inflorescence, vert blanchâtre dessus, vertes dessous... »).

6. CONSIDÉRATIONS TAXONOMIQUES

Les genres *Ceodes* Forster, *Calpidia* Thouars, *Rockia* Heimerl et *Heimerliodendron* Skottsb. ont été regroupés sous *Pisonia* L. par STEMMERIK (1964a), à juste raison, car ils constituaient un découpage tout à fait artificiel de ce groupe d'espèces.

Le caractère « structure du périanthe » permet d'envisager une nouvelle subdivision au niveau infragénérique, probablement plus satisfaisante que celles qui ont été proposées (« *Ceodes* » regroupant les espèces à lobes I valvaires, « *Pisonia* » celles à périanthe 5-plié et/ou à lobes II), mais ceci dépasse le cadre de la présente étude.

C'est surtout au niveau spécifique que des améliorations peuvent être apportées dans l'immédiat. Ainsi le conglomérat disparate qu'est devenu *P. umbellifera* auct. ne peut être maintenu. Il faut en séparer *P. lanceolata* (Poiret) Choisy, *P. costata* (Bojer) Choisy (toutes 2 de l'île Maurice) et, comme le proposait SKOTTSBERG, *P. brunoniana* Endl. y compris les espèces qu'il considère comme synonymes : *P. sinclairii* Hook. f. et *P. mooriana* F. Muell. Enfin, *Calpidia pancheriana* Heimerl et *C. taitensis* Heimerl doivent probablement aussi en être séparées pour donner une image taxonomique plus fidèle de la diversité du genre *Pisonia*.

BIBLIOGRAPHIE

BAKER, J. G., 1877. — *Flora of Mauritius and the Seychelles*. London.

DU PETIT THOUARS, A., 1806. — *Hist. Veg. Isles Aust. Af.* Paris.

ENDLICHER, S., 1833. — *Prodromus Florae Norfolkicae*. Vindobonae.

FORSTER, J. R. & G., 1776. — *Characteres Generum...* London.

HEIMERL, A., 1934. — Nyctaginaceae, in ENGL., *Pflanzenfam.*, Ed. 2, 16 c. Leipzig.

HILLEBRAND, W., 1888. — *Flora of the Hawaiian Islands*. Heidelberg.

POIRET, J., 1811. — *Lam. Encycl.*, Suppl. 2. Paris.

SKOTTSBERG, C., 1936. — The arboreous Nyctaginaceae of Hawai. *Svensk Bot. Tidskrift* 30 : 722-743.

SMITH, A. C., 1981. — *Flora Vitiensis Nova* 2. Hawai.

STEMMERIK, J. F., 1964a. — Notes on Pisonia in the Old World. *Blumea* 12 : 275-284.

STEMMERIK, J. F., 1964b. — Nyctaginaceae, in *Flora Malesiana* 6, 3. Bogor, Leyden.

WARBURG, O., 1891. — Beiträge zur Kenntnis der papuanischen Flora. *Bot. Jahrb.* 13 : 304-305.